Revue suisse Zool.	Tome 88	Fasc. 4	p. 903-924	Genève, décembre 1981

Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Dipt.). VI. *C. holomelas* Keyl, *C. saxatilis* n. sp., *C. melanescens* Keyl

von

W. WÜLKER, H. M. RYSER und **A. SCHOLL**

Mit 9 Abbildungen und 4 Tabellen

ABSTRACT

Revision of the genus Chironomus **Meigen (Dipt.). VI.** C. holomelas **Keyl,** C. saxatilis **n. sp.,** C. melanescens **Keyl.** — The paper defines the differences between the three species two of which are insufficiently described and the third of which is regarded as a new species. Comparisons of the banding patterns in salivary gland chromosomes and of the electrophoresis pattern of 10 enzymes in whole body extracts show differences between *C. holomelas* and *C. melanescens* as great as are found between other species of the *pseudothummi*-complex, whereas *C. holomelas* and *C. saxatilis* are more closely related species. A morphometric analysis of 17 characters of the larval head capsule showed some interspecific differences, but great individual variation as well as differences between specimens from different collecting sites and between sexes must be considered. In male adults, several morphological differences between the species proved to be statistically valid, but similar intraspecific differences could be obtained by rearing larvae at different temperatures. For the exact recognition of the species, karyological and enzymological methods are preferable.

EINLEITUNG

Die Kenntnis der *Chironomus*-Arten *holomelas* und *melanescens* beschränkt sich auf Abbildung und Analyse des Bandenmusters der Chromosomenarme A, E und F des insgesamt 7 Chromosomenarme (A-G) umfassenden Karyotyps durch KEYL (1962). In KEYL's Arbeit, die der Klärung der phylogenetischen Beziehungen von 20 deutschen

Chironomus-Arten galt, hatten die beiden Arten den Autornamen STRENZKE in der Erwartung, daß K. STRENZKE die Imagines als n. sp. beschreiben würde. Durch den plötzlichen Tod K. STRENZKES unterblieb die Beschreibung; trotzdem wurden die Angaben von KEYL als Artbeschreibung — wenn auch unter dem Autornamen KEYL — akzeptiert (FITTKAU & REISS, 1978).

Heutzutage muß die Kennzeichnung von *Chironomus*-Arten durch das Bandenmuster ihrer Chromosomenarme A, E und F als unzureichend gelten: Es sind nämlich in der Gattung Artenpaare bekannt (*C. aberratus — C. sororius* WÜLKER, 1973, *C. cfr. tenuistylus — C. spec. Apple Valley*, WÜLKER 1980), deren Partner in diesen drei Chromosomenarmen jeweils identisch, in anderen aber klar unterschieden sind. Im ersten Artenpaar sind zusätzlich Unterschiede der Haemolymphelektropherogramme (WÜLKER *et al.* 1969) und der Larvalmorphologie (WÜLKER 1973) beschrieben worden. Genauere Kenntnis von *C. holomelas* und *C. melanescens* ist auch vom phylogenetischen Standpunkt erwünscht: In Arm A haben beide Arten das gleiche plesiomorphe „Grundmuster", bei *C. holomelas* liegt in Arm E die sog. Standardanordnung vor (KEYL 1962).

Neufunde beider Arten aus dem Schweizer Jura und der Nachweis von *C. holomelas* in Bayern gaben uns Gelegenheit, die morphologischen Artbeschreibungen zu ergänzen und die Arten besser voneinander und von einer neuen Art aus Finnland, die *C. holomelas* nahesteht, abzugrenzen. Die morphologischen Befunde konnten durch enzymelektrophoretische Untersuchungen ergänzt werden.

MATERIAL UND METHODEN

Unser Material von *C. holomelas* stammt aus dem Hochmoor bei Le Cachot im Neuenburger Jura (Schweiz), 1050 m über NN, Koord. 541 150/206 200, aus den Jahren 1978 und 1979 und aus dem Murnauer Moos bei Garmisch-Partenkirchen (leg. REISS) 620 m über NN, Sommer 1979. *C. saxatilis* hat einer von uns (W. Wülker) erstmals im August 1967 in Rock pools nahe der Biologischen Station Tvärminne (Südfinnland) gesammelt und im Juni 1980 zur Zucht und Enzymanalyse lebend nach Deutschland gebracht. Neues Material von *C. melanescens* haben A. Scholl und H. J. Geiger 1979 ebenfalls im Hochmoor bei Le Cachot in einem Torfstichgraben gefunden; im Jahre 1980 war diese Population, allerdings nach zeitweiser Austrocknung des Grabens, durch andere *C.*-Arten ersetzt. Prof. H. G. Keyl Universität Bochum hat uns freundlicherweise Originalmaterial von *C. holomelas* und *C. melanescens* (vom jeweiligen locus typicus) zur Verfügung gestellt. Der Umfang des untersuchten Materials geht aus den Tabellen 3 und 4 hervor.

Die verwendeten Methoden der Chromosomenpräparation sind bei KEYL & KEYL (1959) und ROSIN & FISCHER (1965) geschildert. Feststellung des Geschlechtes der Larven an den Imaginalscheiben nach WÜLKER & GÖTZ (1968).

Zur Enzymanalyse wurden Überstandsfraktionen von Körperhomogenaten einzelner Larven in vertikalen Stärkegelen elektrophoretisch aufgetrennt (ROTHEN *et al.* 1975, SCHOLL *et al.* 1978). Die folgenden Enzyme sind erfaßt (in Klammer die in Tab. 1 verwendeten Abkürzungen, methodische Angaben nur soweit noch nicht in den genannten Arbeiten angegeben):

Isozitrat-Dehydrogenase (IDH) mit zwei genetisch unabhängigen Isozymen IDH-1 und IDH-2

Malat-Dehydrogenase (MDH) mit Isozymen MDH-1 und MDH-2

TABELLE 1

Allelfrequenzen an 14 Enzymloci bei 8 Chironomus-*Arten.*

Enzym-locus	Allel	holo-melas	saxatilis	mela-nescens	pseudo-thummi	aprilinus	dorsalis	luridus	uligi-nosus
IDH-1	85				1.0				
	96	1.0							
	98		0.58						
	102		0.42			1.0	0.98		
	106			1.0					
	108							1.0	1.0
IDH-2	109								1.0
	112				0.88				
	115			1.0	0.12				
	118	1.0					1.0		
	122							1.0	
	124		0.03			1.0			
	128		0.97						
MDH-1	88	0.04	0.06						
	91				0.19				
	96	0.96	0.66						
	100		0.28		0.81	0.94			
	103			0.05		0.06	1.0	0.98	
	109			0.95					1.0
MDH-2	102		0.44	1.0		1.0		1.0	
	104						0.29		
	113				1.0				1.0
	114						0.71		
	115	1.0	0.56						
AK-1	88				1.0	1.0		1.0	
	95			1.0			1.0		1.0
	97	1.0	1.0						
AK-2	105					0.19			
	110						1.0		
	112					0.81		1.0	
	115			1.0	0.35				
	119								1.0
	124	1.0	1.0		0.65				
IPO	86	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0

Enzym-locus	Allel	holomelas	saxatilis	melanescens	pseudothummi	aprilinus	dorsalis	luridus	uliginosus
APK	95					1.0			
	100	0.04			0.10		1.0		
	103	0.42			0.90			1.0	1.0
	110	0.54	1.0	1.0					
PGM	96		0.25						
	98	0.12							
	102				0.35				
	107	0.03	0.71	0.20	0.60	1.0		0.03	
	115	0.85	0.04	0.80			1.0	0.93	1.0
PGI	78				1.0	1.0		1.0	
	82	0.21	0.96						
	90	0.46	0.04	0.66			1.0		1.0
	100	0.33		0.34					
ADH	82		0.08						
	88								0.14
	92	0.07	0.80			1.0			
	95		0.04		1.0				0.86
	97	0.93	0.08						
	98							0.96	
	105						1.0		
	107			0.96					
PK	86				1.0				
	90						0.08		
	95	1.0	1.0	1.0		1.0	0.92	1.0	
	99								1.0
GOT-1	87				1.0				
	97		1.0						
	99						1.0		0.96
	101					1.0			
	102							0.98	
	105	1.0							
	109			1.0					
GOT-2	92								1.0
	99			1.0					
	100	1.0	1.0		1.0			1.0	
	101					1.0			
	107						1.0		

Adenylat-Kinase (AK) mit Isozymen AK-1 und AK-2. Methode wie bei SCHOLL *et al.* 1978 für Kreatin-Kinase beschrieben, jedoch ohne Kreatin-Phosphat im Färbemedium.

Arginin-Phosphokinase (APK). Methode wie SCHOLL *et al.* 1978 für Kreatin-Kinase, jedoch 10 mg Arginin-Phosphat anstelle von Kreatin-Phosphat im Färbemedium.

Indophenol-Oxidase (IPO). Färbemedium wie IDH

Phospho-Glukomutase (PGM)

Phosphoglukose-Isomerase (PGI)

Alkohol-Dehydrogenase (ADH). Methode entspricht der von AYALA *et al.* 1972 zum Nachweis von Oktanol-Dehydrogenase, jedoch diente reines Aethanol (statt eines Oktanol-Aethanol-Gemisches) als Substrat (vgl. ROTHEN 1978).

Pyruvat-Kinase (PK). Darstellung nach HARRIS and HOPKINSON (1976)

Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT) mit Isozymen GOT-1 und GOT-2. Darstellung: Inkubation des Geles für 30 min (Zimmertemperatur) in 50 ml Tris-Puffer 0.1 M pH 8.0, enthaltend 230 mg L-Asparaginsäure und 130 mg 2-Oxyglutarsäure, sodann Zugabe von 200 mg Fast Blue BB, gelöst in 5 ml H_2O.

Als Elektrophorese-Puffer diente meist Tris-Zitrat-Puffer; nur bei der Auftrennung von Arginin-Phosphokinase und Indophenol-Oxidase wurde Tris-Borat-EDTA-Puffer verwendet (Zusammensetzung dieser Puffer und weitere Elektrophorese-Bedingungen wie bei SCHOLL *et al.* 1978).

Die genetische Interpretation der Enzymphaenotypen stützt sich auf die Untersuchung von Geschwisterschaften aus Gelegeaufzuchten (ROTHEN *et al.* 1973, ROTHEN 1978). Die Allelbezeichnungen basieren auf den elektrophoretischen Mobilitäten der betreffenden Enzyme. Bei jedem Enzym sind die Mobilitätswerte der festgestellten Elektromorphen auf die vom Hauptallel von *C. plumosus* determinierte Variante bezogen, welche unabhängig von ihrer Mobilität den Index 100 erhalten hat. Über oder unter 100 liegende Allelbezeichnungen geben die andersartige Mobilität der betreffenden Elektromorphen (unter unseren Versuchsbedingungen, in anodischer Richtung, gemessen in Millimetern) an. Der Entscheid über elektrophoretische Identität oder Divergenz erfolgte stets durch direkten Vergleich (benachbarte Positionen ein und desselben Gels). Für jede Art sind 10—25 Individuen, jeweils aus einer Population, untersucht. Zum Vergleich sind fünf weitere Arten des *pseudothummi*-Komplexes einbezogen, von denen *C. pseudothummi*, *C. dorsalis*, *C. luridus* und *C. uliginosus* von Fundorten in der Schweiz stammen, *C. aprilinus* (= *C. halophilus)* hat C. J. WEBB in England gesammelt.

In der Auswahl und Messung der Larvalmerkmale folgen wir im wesentlichen ATCHLEY & MARTIN (1971), bei den Imaginalmerkmalen SCHLEE (1966), Terminologie nach SAETHER (1980).

ERGEBNISSE

1. KARYOTYPANALYSE.

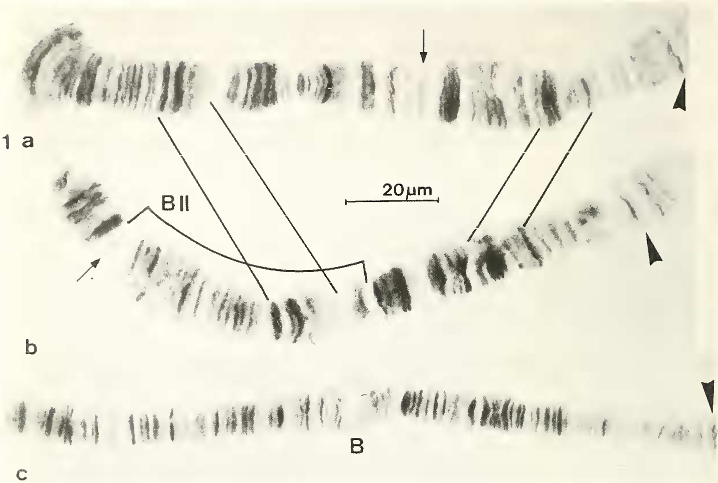
Chironomus holomelas Keyl.

Armkombination AE, BF, CD, G (*pseudothummi*-Komplex).
Centromere nicht heterochromatinisiert.

Arm A: Strukturtypen A1 und A2 siehe KEYL 1962, S. 475, Abb. 3c (A1).

Arm E: siehe KEYL 1962, S.475, Abb. 7b. Das Bandenmuster entspricht der Standardanordnung *(C. piger)*. Die von KEYL (1961) beobachteten Strukturabwandlungen in den Abschnitten 11 und 12 sind auch in unserem Material vorhanden.

Arm B (Abb. 1a): Das für den Arm typische Paar isoliert liegender ungleich schwacher Banden (Pfeil) kurz proximad der Armmitte, vgl. die Lage dieser Gruppe bei *C. saxatilis* Abb. 1b).



2b/10/15
11/6
1-2a/9
23
2

3 a
C II
b

Arm F: Strukturtypen F1, F2, F3 siehe KEYL 1962, S.475, Abb. 8a (F1). F2 ist in unserem Material nicht aufgetreten, stattdessen ein anderer Strukturtyp (F4), der durch Inv. 9c-15 von F1 ableitbar ist.

Arm C: (Abb. 3a): Die hantelartige Bandengruppe (Pfeil), Gruppe 2 bei KEYL 1957, kurz distal der Armmitte.

Arm D (Abb. 4a): „Trommel" (Pfeil) proximal der Armmitte.

Arm G: (Abb. 6a): Typisch ist der terminale Nucleolus (N), dem bald eine zwischen starken Banden liegende Einschnürung folgt. Zwei Balbiani-Ringe (B) in Armmitte. Anderes Ende ziemlich parallellseitig, von dunklen Bandengruppen flankiert. Paarungslücken im nucleolusfernen Bereich häufig.

Als Typus hat H. G. KEYL (pers. Mitt.) Chromosomenpräparat K 173/3 Harz Acker 11.60 in seiner Sammlung festgelegt. Als Paratypen können die Chromosomenpräparate, Larven und Imagines vom locus typicus (Material Strenzke, Institut f. Genetik Universität Bochum) angesehen werden, von denen sich einige Exemplare auch in Sammlung Wülker/Freiburg und in der Zoologischen Staatssammlung München befinden.

Inversionspolymorphismus.

Nur für die Arme A und F sind bisher verschiedene Strukturtypen beschrieben (KEYL 1962). In unserem Material aus dem Schweizer Jura sind alle Arme außer E und G polymorph. Die Strukturvariante B2 tritt geschlechtsgekoppelt auf: von 42 Larven, deren Geschlecht an Genitalimaginalscheiben ermittelt wurde, waren 21 ♀♀ B11 und 21 ♂♂ B12. Die anderen Arme ergaben folgende Mengenverhältnisse:

A11:94	C11:97	D11:93	F11:98
A12: 6	C12: 1	D12: 7	F13: 1
			F14: 1

Im Material vom Murnauer Moos (Bayern) sind die Arme A, B und D polymorph.

Die Bruchstellen des bis dahin nicht beschriebenen Strukturtyps D2 sind in Abb. 4a eingetragen. Bei B2 handelt es sich um eine komplexe Inversion, die die Paarung der Homologen weitgehend verhindert (Abb. 7b, Verbindungslinie = homologe Banden), die heterozygote Konfiguration D 12 ist in Abb. 7a dargestellt.

Fundorte: Harz: Hochmoor am Torfhaus, Moorgraben und Waldgräben am Acker (KEYL 1962). Moorschlenken im Hochmoor bei Le Cachot/Neuenburger Jura. Wasserlöcher unter *Pinus alpina* („Latschenlöcher") des Murnauer Mooses (Schwarzseefilz) bei Garmisch-Partenkirchen.

Ökologie: C. holomelas ist bisher nur aus Mooren bekannt. Dort bevorzugt er offenbar die flachen Schlenken mit *Sphagnum*-bedecktem Boden, niederem pH und niederer Leitfähigkeit (Latschenlöcher des Murnauer Mooses nach Reiss, pers. Mitt., pH 4.5, Leitfähigkeit $< 25\ \mu S$).

PLANCHE I

ABB. 1. Chromosomenarme B. a) *C. holomelas*, b) *C. saxatilis*, c) *C. melanescens*; ABB. 2. Chromosomenarm F. *C. saxatilis*; ABB. 3. Chromosomenarme C. a) *C. holomelas*, b) *C. melanescens*. BII, CII = Inversionsgrenzen zu Strukturtypen B2 und C2. Pfeilspitzen = Centromere.

Chironomus saxatilis n. sp.

(? = *C. lugubris* Zett.)
= *C. lugubris* Zett., LINDEBERG, 1959, Tvärminne.
= *C. holomelas* Keyl, 1962 *partim*, Fußnote, p. 476, Tvärminne, nec KEYL 1962 p. 475.

PINDER (1978) hält für möglich, daß *C. lugubris* eine dunkle Form von *C. riparius* ist (beide Arten haben aber unterschiedliche Kombination der Chromosomenarme!). Larven, die C. Tait-Bowman als *C. lugubris* aus England geschickt hat, haben andere Bandenmuster als die Larven in Tvärminne. Offenbar verbergen sich unter *C. lugubris* mehrere schwarze Arten des *pseudothummi*-Komplexes, deren Hypopygien nicht unterscheidbar sind. Die Art kann daher kaum rekonstruiert werden, ihr Name muß als nomen dubium gelten oder allenfalls für englische Populationen emendiert werden.

Armkombination AE, BF, CD, G (*pseudothummi*-Komplex).
Centromere nicht heterochromatinisiert.

Arme A, *E*, *C* und *G* identisch mit *C. holomelas* bis auf leichte Strukturmodifikationen im Arm E (Abb. 5) und Variabilität der Balbiani-Ringe in Arm G.

Arm B (Abb. 1b): Charakteristisch ist eine terminale Bandengruppe, deren stärkste Banden proximal liegen; die Gruppe ist durch die für den Arm typischen beiden ungleich starken Banden (Pfeil) vom übrigen Arm abgesetzt. Im Vergleich zu Arm B von *C. holomelas* sind homologisierbare Bandengruppen zu erkennen (Verbindungslinien). Direkte Beziehungen — etwa durch gemeinsame Strukturtypen — sind aber nicht vorhanden.

Arm F (Abb. 2): Durch Inversionen 9—2b von *C. holomelas* 1 ableitbar. Die gleiche Inversion kommt bei F3 (KEYL 1962) vor, jedoch dort nur in Kombination mit In 12b—15b.

Arm D (Abb. 4b): Im Mittelteil des Armes liegen die meisten Gruppen invertiert zur Anordnung bei *C. holomelas*, „Trommel" (Pfeil) dementsprechend weit distal.

Typus Chromosomenpräparat Nr. 54 Sammlung Wülker, Freiburg.

Paratypen Chromosomenpräparate, Larven und Imagines vom gleichen Fundort und Funddatum in Naturhistorischem Museum Bern/Schweiz und Zoologischer Staatssammlung München.

Inversionspolymorphismus: Bisher nur für Arm B bekannt (ungefähre Grenzen der Inversion Abb. 1b). 7 von 60 Chromosomenpräparate aus Tvärminne waren in Arm B heterozygot.

Fundort: Rock pools auf Schären nahe der Biologischen Station Tvärminne/Südfinnland.

Chironomus melanescens Keyl

Armkombination AE, BF, CD, G (*pseudothummi*-Komplex).
Centromere nicht heterochromatinisiert.

PLANCHE II

ABB. 4. Chromosomenarme D. a) *C. holomelas*, b) *C. saxatilis*, c) *C. melanescens*; ABB. 5. Chromosomenarm E. *C. saxatilis*; ABB. 6. Chromosomenarme G. a) *C. holomelas*, b) *C. melanescens*. DII = Inversionsgrenzen zu Strukturtyp D2.


DII
4 a
b
c
1
3
5
7
9
5
B
N
6 a
b

Arm A: siehe KEYL 1962, S.472, Abb. 6a, Strukturtyp A1 identisch mit A1 von *C. holomelas.*

Arm E: KEYL 1962, S.472-474, Abb. 7c. Durch Verlagerung des Stückes 1e-3e zwischen 11 und 12 auf die Standardanordnung *(C. piger)* und *C. holomelas* zu beziehen.

Arm B (Abb. 1c): Typisch sind drei kurze, von helleren Zonen unterbrochene Gruppen dunkler Banden am Ende des Armes. Etwa in Armmitte (zwischen schwachen Banden) ist oft ein Balbiani-Ring (B) ausgebildet.

Arm F: KEYL 1962, S.474-475, Abb. 8b. Durch Inv. 15f-4c von Standardanordnung unterschieden.

Arm C (Abb. 3b): „Hantel" (Pfeil) wie bei *C. holomelas* kurz distal der Armmitte, aber wie auch die benachbarten Banden in invertierter Anordnung zu dieser Art. Centromernaher Bereich und äußerster Distalteil des Armes sehr ähnlich mit *C. holomelas.*

Arm D (Abb. 4c): Typisch ist ein langer Abschnitt mit sehr schwachen Banden im distalen Drittel des Armes. „Trommel" nicht erkennbar.

Arm G (Abb. 6b): Der im Bilde rechts liegende Teil scheint identisch mit *C. holomelas* (Verbindungslinien). Der durch die Einschnürung gekennzeichnete Teil liegt aber offenbar invers, so daß ein Balbiani-Ring terminal und der Nucleolus im linken Armdrittel zu finden ist. Der Arm hat dadurch drei voneinander abgesetzte Teile. Die Homologen sind gepaart.

Typus nach Keyl (pers. Mitt.) Chromosomenpräparat S 114982, Harz, Acker, 14.9.1960. Paratypen die vom loc. typicus stammenden Chromosomenpräparate, Larven und Imagines der Sammlung Strenzke (Institut für Genetik, Bochum), davon einige in Sammlung Wülker/Freiburg und Zoologischer Staatssammlung, München.

Inversionspolymorphismus: KEYL (1962) bezeichnet *C. melanescens* als inversionslos. Demgegenüber zeigt das Material aus dem Schweizer Jura Inversionspolymorphismus in den Armen A und C, und zwar mit folgenden Zahlenverhältnissen:

A11:72	C11:40
A12: 1	C12:32
	C22: 1

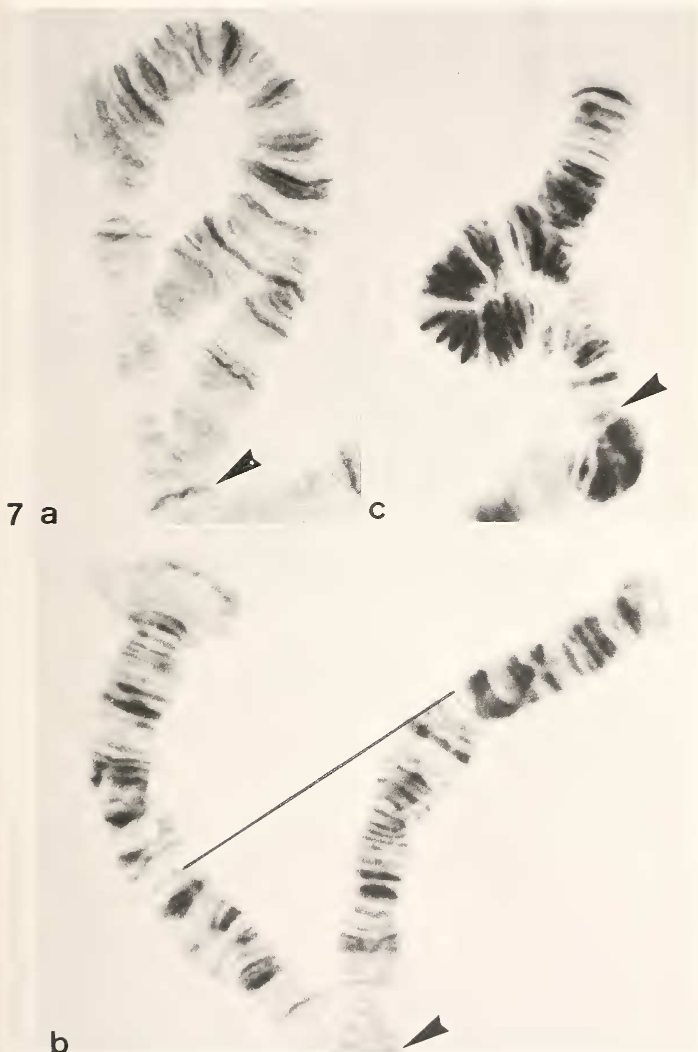
Strukturtyp A1 entspricht dem von KEYL beschriebenen Arm A. A2 ist davon durch eine einfache Inversion im proximalen Teil unterschieden, deren Grenzen nicht exakt festlegbar waren. Die Inversionsgrenzen des Armes C zeigt Abb. 3b, die heterozygote Konfiguration Abb. 7c.

Fundorte: Dümmersee, überschwemmte Uferzone; Teich südlich Clausthal-Zellerfeld/Harz (KEYL 1962), Torfstichgraben bei Le Cachot, Neuenburger Jura, 1050 m über NN.

Ökologie: Die bisherigen Funde geben kein einheitliches ökologisches Bild, lediglich ist eine gewisse Bevorzugung mooriger Biotope wahrscheinlich.

PLANCHE III

ABB. 7. a) D 12 *C. holomelas* (Typus!),
b) B 12 *C. holomelas*, c) C 12 *C. melanescens.*


7 a
c
b

2. Enzymelektrophorese von Körperhomogenaten.

Tab. 1 gibt eine Übersicht über die an 14 Enzymloci festgestellten Allele und deren Frequenzen; Allele mit Frequenzen unter 0.1 sind nur aufgeführt, wenn die betreffenden Elektromorphen bei mehreren Arten gefunden wurden. Um die Ergebnisse in einen umfassenden Rahmen zu stellen, sind 5 weitere Arten des *pseudothummi*-Komplexes in die Darstellung einbezogen. Es ist zu erkennen, daß einige Enzyme (insbesondere MDH-1, PGM) bei den meisten Arten polymorph auftreten; während andere weniger polymorph oder (AK-1, IPO, GOT-2) sogar bei allen Arten monomorph sind.

Die differentialdiagnostische Bedeutung der Enzyme ist unterschiedlich. IPO hat beispielsweise bei allen Arten die gleiche, GOT-1 im Gegensatz dazu bei allen Arten außer *C. dorsalis* und *C. uliginosus* verschiedene Mobilität (die beiden Arten lassen sich aber durch Mobilitätsvergleich anderer Enzyme unterscheiden).

C. holomelas und *C. saxatilis*, die im Karyotyp sehr ähnlich sind (s. Kap. 1) unterscheiden sich in der Mobilität der IDH-1, IDH-2 und GOT-1. Wenn bei polymorphen Enzymen beider Arten die gleichen Elektromorphen auftreten, so haben diese doch meist große Frequenzunterschiede (PGM, PGI, ADH). Von *C. melanescens* sind beide Arten viel stärker unterschieden als untereinander, nämlich bei IDH-1, IDH-2, MDH-1, AK-1, ADH, GOT-1 und GOT-2.

Wie schon in früheren Arbeiten (Scholl *et al.* 1980), sind die Ähnlichkeiten der Arten nach Nei (1974) quantifiziert und in Tab. 2 im paarweisen Artenvergleich dargestellt; dabei sind auch die in Tab. 1 nicht erwähnten seltenen Allele berücksichtigt. In dieser Auswertung hat das Artenpaar *C. holomelas* und *C. saxatilis* mit 0.6 einen im *pseudothummi*-Komplex ungewöhnlich hohen Koeffizienten genetischer Ähnlichkeit. Trotzdem liegt dieser Wert deutlich unterhalb derjenigen Werte, die nach Untersuchungen an zahlreichen Wirbellosen und Wirbeltieren (Avise 1974) für Subspezies typisch

Tabelle 2

Nei-*Koeffizienten elektrophoretisch nachweisbarer genetischer Ähnlichkeiten bei paarweisem Vergleich der* Chironomus-*Arten.*

Art	holomelas	melanescens	pseudothummi	aprilinus	dorsalis	luridus	uliginosus
holomelas	—	0.29	0.25	0.16	0.33	0.32	0.21
saxatilis	0.60	0.30	0.28	0.37	0.19	0.28	0.09
melanescens		—	0.13	0.24	0.33	0.29	0.33
pseudothummi			—	0.34	0.09	0.38	0.29
aprilinus				—	0.22	0.43	0.07
dorsalis					—	0.28	0.37
luridus						—	0.29

sind und auch unterhalb der Werte, die wir (unveröff.) bei geographisch weit separierten Lokalpopulationen von *C. riparius*, *plumosus* und *salinarius* gefunden haben. Auf die *Chironomus*-Arten des *thummi*- und *lacunarius*-Komplexes bezogen, gibt es dort nach SCHOLL *et al.* (1980) Artenpaare mit höheren Ähnlichkeitskoeffizienten (spec. 3: spec. 7 = 0.97; *C. lacunarius: C. commutatus* = 0.92), deren Partner nichtsdestoweniger nach Kenntnis des Karyotyps klar spezifisch getrennt sind. Obschon uns bewußt ist, daß Ähnlichkeitskoeffizienten nach Auswahl der Enzymstichprobe innerhalb bestimmter Grenzen variieren (vergl. z.B. die Werte bei SCHOLL *et al.* 1980 mit denen der vorliegenden Untersuchung) sprechen nach unserer Meinung auch die mitgeteilten Enzymbefunde eindeutig dafür, daß *C. holomelas*, *C. saxatilis* und *C. melanescens* genetisch differente Arten sind.

3. LARVALMORPHOLOGIE.

Die Larven der drei Arten gehören zum sog. *thummi*-Typ, d.h. das 11. Segment trägt zwei Paar lange, nicht zugespitzte tubuli ventrales während tubuli laterales am 10. Segment fehlen. Eine gewisse Annäherung an den *halophilus*-Typ liegt darin, daß bei

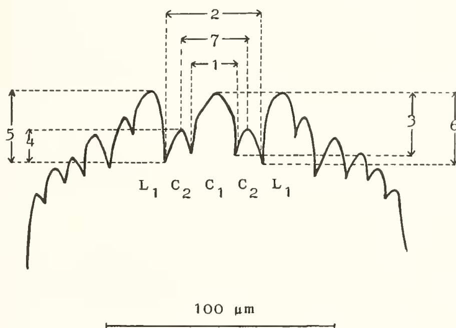


ABB. 8.

Schema des Mentums von *C. saxatilis*
mit Angabe der in Tab. 3 aufgeführten Meßstrecken.
Nach ATCHLEY & MARTIN 1971.

C. holomelas die vorderen Ventraltubuli meist kürzer sind, oft sogar (besonders bei fixierten Larven) die Segmentlänge deutlich unterschreiten. Die Kopfkapseln sind hell, die Gula ist allenfalls bei einzelnen Individuen schwach pigmentiert; bei *C. saxatilis* hebt sich der Clypeus gelegentlich durch eine schwache Pigmentierung von den Seitenteilen der Kopfkapsel ab. Der basale Zahn der Mandibel ist bei allen drei Arten stets auffallend heller als die schwarz pigmentierten folgenden Mandibelzähne. Beim Mittelzahn des Mentums sind die Seitenteile durch tiefe Einschnitte vom Mittelteil abgesetzt, die Kanten des Mitteilteils verlaufen an der Basis nahezu parallel (Abb. 8). Im Gegensatz zu anderen

TABELLE 3

Mittelwerte der Messungen an Larvenköpfen, wo möglich nach Geschlechtern getrennt ermittelt. C1—C7 = *Meßwerte im Mentum, s. Abb. 8,* Ez = *Epipharynxzähne,* VK1 = *Ventrale Kopflänge,* Frc = *Frontoclypeus größte Breite,* Ma = *Mandibellänge,* A1—A4 = *Antennenglieder,* A1—R = *Antennenglied 1 bis Ringorgan,* n = *Individuenzahl,* Maße in μm

Material	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	Ez	VK1
C. holomelas ♂♂ Harz	18.8	43.4 37.6–47.0	18.8 16.9–20.6	16.2 13.1–18.8	28.9 24.4–30.0	26.7 24.4–28.2	29.5 26.3–31.9	11.5 11–12	314.5 294.0–346.8
C. holomelas ♀♀ Harz	18.4 16.9–18.8	42.3 41.3–45.1	19.7 18.8–22.5	15.7 15.0–18.8	28.7 22.5–31.9	27.8 22.5–31.9	28.2 26.3–30.0	11.3 11–12	311.6 271.4–346.8
C. holomelas ♂♂ Schweiz	16.7 15.0–22.5	41.8 33.8–48.8	19.5 16.9–24.4	16.4 13.1–18.8	29.2 18.8–33.8	29.1 24.4–37.6	26.6 22.5–33.8	11 10–13	323.1 286.5–377.0
C. holomelas ♀♀ Schweiz	18.0 13.1–18.8	43.0 35.7–48.8	18.9 15.0–24.4	15.2 12.4–18.8	28.6 24.0–33.8	26.9 22.5–33.8	27.5 22.5–30.0	12.5 11–14	313.1 294.0–339.3
C. saxatilis ♂♂ Finnland	15.6 13.1–18.8	40.5 35.7–45.1	19.3 18.8–22.5	17.1 15.0–18.8	28.8 26.3–33.8	28.2 26.3–30.0	25.2 22.5–28.2	11.4 10–13	311.6 286.5–346.8
C. saxatilis ♀♀ Finnland	16.4 15.0–18.8	41.1 37.6–45.1	20.8 18.8–22.5	17.2 15.0–18.8	30.4 28.2–33.8	30.2 28.2–33.8	26.5 24.4–29.3	12.0 11–13	333.1 316.6–339.3
C. melanescens ♂♂ Harz	17.4 15.0–18.8	43.2 39.4–48.1	23.9 18.8–26.3	18.4 15.0–22.5	35.0 30.0–37.6	34.1 26.3–37.6	28.4 26.3–30.0	10.5 8–15	385.7 361.9–399.6
C. melanescens ♀♀ Harz	18.1 15.0–18.8	45.7 41.3–48.8	23.5 22.5–28.2	17.5 15.0–18.8	36.6 33.8–41.3	34.4 30.0–37.6	29.4 26.3–30.0	10 9–13	411.6 399.6–422.2
C. melanescens Schweiz ♂♂+♀♀	18.7 16.9–22.5	49.2 45.1–52.6	22.8 15.0–30.0	16.2 15.0–18.8	37.8 30.0–41.3	33.8 26.3–41.3	30.5 26.3–33.8	12.1 11–14	408.5 369.4–422.2

	Frc	Ma	A1	A2	A3	A4	A1-R	A-Breite	A1/A2	n
C. holomelas ♂♂ Harz	221.1 203.3–266.2	228.0 211.1–248.8	122.4 109.0–161.6	31.1 30.3–33.8	11.5 9.4–13.1	13.1 11.2–15.0	39.4 35.7–45.1	36.5 33.8–41.3	3.93	8
C. holomelas ♀♀ Harz	218.6 165.8–271.4	231.1 196.0–248.2	122.2 116.5–127.8	32.9 30.0–35.7	10.5 9.4–13.1	13.7 11.2–15.0	42.3 37.6–48.8	35.7 31.9–37.6	3.71	6
C. holomelas ♂♂ Schweiz	205.1 180.9–233.7	253.7 226.2–301.6	124.2 105.2–150.4	33.4 30.0–41.3	10.2 7.5–11.2	13.6 11.2–18.0	34.7 30.0–45.1	36.5 30.0–45.1	3.71	22
C. holomelas ♀♀ Schweiz	210.2 188.5–226.2	241.8 218.6–263.9	118.5 105.2–127.3	34.6 30.0–37.6	10.4 8.2–11.2	12.5 11.2–15.7	30.8 26.3–37.6	35.3 33.8–37.6	3.41	19
C. saxatilis ♂♂ Finnland	196.0 180.9–218.6	225.3 196.0–248.8	120.0 109.0–135.3	29.3 22.5–33.8	10.7 7.5–12.0	12.9 11.2–15.0	33.6 26.3–41.3	35.1 31.9–37.6	4.08	14
C. saxatilis ♀♀ Finnland	213.7 196.0–226.2	234.4 218.6–256.3	124.0 112.8–131.6	28.7 26.3–30.0	10.0 7.5–11.2	13.8 11.2–15.0	33.3 30.0–37.6	37.0 33.8–39.4	4.36	11
C. melanescens ♂♂ Harz	245.0 226.2–286.5	261.2 248.8–278.9	154.1 146.6–161.6	33.8	11.0 9.4–13.1	11.8 11.2–15.0	38.1 33.8–41.3	39.2 37.6–45.1	4.55	7
C. melanescens ♀♀ Harz	246.9 226.2–263.9	261.3 233.7–286.5	154.7 142.8–169.2	33.2 30.0–37.6	11.4 10–13.1	11.0 10.5–11.2	39.4 30.0–48.8	39.4 37.6–45.1	4.66	6
C. melanescens Schweiz ♂♂+♀♀	255.7 233.7–278.9	277.8 263.9–294.0	157.6 150.4–169.2	33.0 26.3–37.6	11.5	11.5 7.5–15.0	38.2 33.8–48.8	43.2 37.6–48.8	4.77	16

Arten des *thummi*-Larventyps, insbesondere *C. aberratus* und *C. sororius*, ist der Mittelteil hoch und schlank. *C. holomelas* hat im Vergleich zu den anderen Arten im Mentum einen auffallend kurzen (von innen gerechnet) 4. Lateralzahn.

Die nicht sehr ausgeprägten Unterschiede zwischen den Larven der drei Arten sind größtenteils aus Tab. 3 zu ersehen. *C. melanescens* hat die mit Abstand größte Kopfkapsel, wie sich aus den Meßwerten für die ventrale Kopflänge, Breite des Frontoclypeus

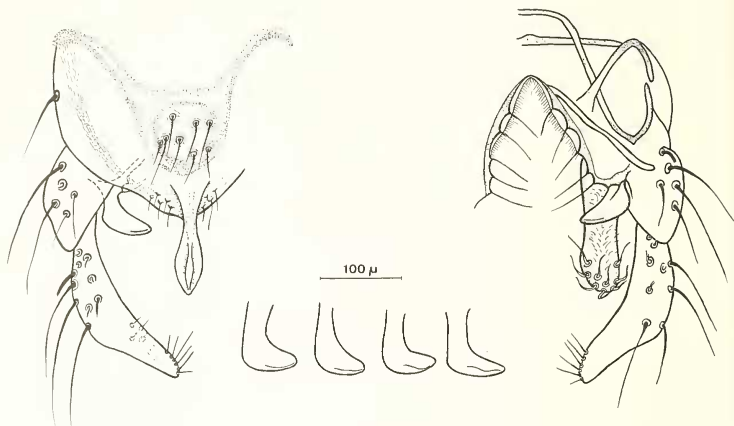


Abb. 9.

Hypopygium von *C. holomelas*,
Dorsal- und Ventralteil getrennt dargestellt,
außerdem einige Varianten der Volsella (Anhang 1) eingezeichnet.

und Mandibellänge ablesen läßt. Das Antennenglied 1 ist nicht nur absolut, sondern auch in Bezug auf Glied 2 oder die Breite von Glied 1 in Höhe des Ringorganes auffallend lang.

Insgesamt ist aber die sichere Unterscheidung der Larven — wie allgemein bei Larven der Gattung *Chironomus* — nicht einfach. Tab. 3 läßt erkennen, daß der Variationsbereich vieler Merkmale sehr groß ist, so daß die Arten selten überschneidungsfrei voneinander getrennt sind. Ebenso wie bei den von Atchley & Martin (1971) untersuchten Arten gibt es bemerkenswerte Unterschiede zwischen den Meßwerten von ♂♂ und ♀♀. Außerdem differieren die im Harz und in der Schweiz gewonnenen Materialien von *C. holomelas* und *C. melanescens* in manchen ihrer Werte intraspezifisch. Alle diese Differenzen mahnen zur Vorsicht, Unterschiede, die an wenigen und kleinen Proben ermittelt sind, für verläßlich zu halten.

4. Imaginalmorphologie.

Tabelle 4 faßt die Meßdaten zusammen, die wir an adulten ♂♂ der drei Arten gewonnen haben.

Die Einheitlichkeit der Stichproben ist gesichert: Die Imagines aus Sammlung Strenzke (Harz) stammen aus Laichzuchten, die übrigen aus morphologisch und cytotaxonomisch einheitlichem Larvenmaterial aus jeweils demselben Fang, vom selben Fundort und aus der gleichen Jahreszeit. Der Schlüpfzeitpunkt lag im Harz im Spätherbst, in den Rock pools von Tvärminne im Juni. Unter „melanescens Bern" sind zwei verschiedene Zuchten aus ein und demselben Larvenmaterial aufgeführt, von denen nach anfänglich gleicher Haltung (10.1.—16.1.79 10°C, 15 Std. Licht täglich) die eine (Schweiz1, Tab. 4) ab 16.1 auf 20°C/12 Std. Licht gebracht wurde (Schlüpfen der Imagines 22—29.1.), die andere (Schweiz 2) unverändert weiterlief (Schlüpfbeginn 31.1., am 14.2. noch nicht alle Individuen geschlüpft).

Die Imagines aller drei Arten sind schwarz (Namen!), nur bei *melanescens* sind die Hinterränder der Abdominalsegmente und die Femora der Beine heller. Die Einordnung dieses Imaginaltyps in bestehende Bestimmungsschlüssel ist schwierig, weil dunkel gefärbte Arten des *pseudothummi*-Komplexes darin noch kaum berücksichtigt sind: Strenzke (1959) kennt solche Imagines überhaupt nicht, nach Pinder (1978) kommt man auf *C. lugubris* (vgl. Kap. 1), Lindeberg & Wiederholm (1979) bezeichnen *C. lugubris* und *C. sollicitus* als „im allgemeinen dunklere" Arten.

Viele Werte der Tab. 4 wie auch die Hypopygien (Abb. 9) sind zwischen den Arten nicht verschieden. Wo Unterschiede auftreten, sind sie zwischen *C. holomelas* und *C. melanescens* größer als zwischen *C. holomelas* und *C. saxatilis*. *C. melanescens* hat die höchsten Werte für das Antennenglied-Verhältnis A. R. und die Flügellänge, *C. holomelas* dagegen mehr Analtergitborsten. Für die Werte von *C. saxatilis* ist zu berücksichtigen, daß bisher nur 5 im Sommer gezüchtete Imagines vorliegen. Lindeberg (1959) gibt für die Flügellänge von im Frühjahr und Herbst geschlüpften Imagines dieser offenbar polyvoltinen Arten höhere Werte (3—5 mm) an.

Einige der überscheidungsfreien Wertpaare der Tab. 4 haben wir auf die Signifikanz des Unterschiedes der Mittelwerte (t-Test) geprüft. Die Flügellängen von *C. holomelas* Bern/*C. melanescens* Bern und von *C. holomelas* Bern/*C. saxatilis* sind beispielsweise statistisch hoch signifikant ($p < 0.001$) verschieden, ebenso die A. R.-Werte *C. holomelas* Bern/*C. melanescens* Bern. Der Wert dieser Aussagen wird aber dadurch eingeschränkt, daß auch die Flügellängen und A. R.-Werte der beiden kurzfristig unter verschiedenen Bedingungen gezüchteten Populationsteile von *C. melanescens* Bern statistisch mit $p < 0.001$ unterschieden sind, die Zucht in niederer Temperatur hatte höhere Werte.

DISKUSSION

In der vorliegenden Arbeit sind erstmalig cytotaxonomische, chemotaxonomische und „klassisch" morphologische Daten dreier *Chironomus*-Arten am jeweils gleichen Material ermittelt, verglichen und gewertet worden; für *C. holomelas* und *C. melanescens* konnten die Befunde auf Material vom locus typicus bezogen werden.

Die Arten des *pseudothummi*-Komplexes, der durch die Kombination der Chromosomenarme AE, BF, CD, G definiert ist und zu dem die hier untersuchten Arten gehören, sind im Karyotyp im allgemeinen gut unterscheidbar: Die Bandenmuster differieren deutlich und im Gegensatz zu den Arten des *thummi*-, *lacunarius*- und *maturus*-

Tabelle 4

Mittelwerte und Variationsbereiche imaginaler Merkmale A.R. = *Quotient Geißelendglied/basale Geißelglieder der Antenne;* dm = *Dorsomedianborsten;* dl = *Dorsolateralborsten;* pa = *Präalarborsten;* sa = *Subalarborsten;* sc = *Scutellarborsten des Thorax;* PRFe—PRTa$_5$ = *Quotient der betreffenden Vorderbeinglieder mit der Tibie.* BR = *Quotient Längste Borste* Ta$_1$/*Breite dieses Gliedes*; sti = *innere Borsten des Gonostylus;* am = *Analtergitborsten;* n = *Individuenzahl.*

Material	A. R.	dm	dl	pa	sa	sc	Flügel-L. (mm)	PRFe
C. holomelas Harz	3.22 2.94–3.60	18.56 11–27	27.36 20–40	6.28 5–8	1.12 1–2	30.34 22–38	3.38 3.11–3.66	1.13 1.03–1.19
C. holomelas Schweiz	3.12 2.82–3.33	19.27 14–28	26.81 21–33	6.00 5–7	1.00 —	32.66 27–37	3.22 2.98–3.54	1.14 1.11–1.21
C. saxatilis Finnland	3.11 3.00–3.41	15.20 13–17	29.40 27–32	6.1 5–7	1.00 —	35.2 31–39	2.66 2.42–2.98	1.15 1.11–1.20
C. melanescens Harz	3.58 3.20–4.58	13.85 8–22	31.85 21–43	6.44 5–9	1.02 1–2	37.18 31–48	3.93 3.42–4.29	1.05 1.02–1.11
C. melanescens Schweiz (1)	3.56 3.41–3.75	15.81 12–19	29.38 21–37	7.00 5–9	1.15 1–2	37.00 31–54	4.13 3.91–4.22	1.05 1.00–1.10
C. melanescens Schweiz (2)	3.75 3.58–4.06	16.27 11–22	29.86 24–36	6.19 5–9	1.05 1–2	44.54 28–51	4.48 4.29–4.66	1.04 1.02–1.07

	PRTa 1	PRTa 2	PRTa 3	PRTa 4	PRTa 5	Ta3/Ta2	BR	sti	am	n
C. holomelas Harz	1.52 1.45–1.68	0.83 0.77–0.90	0.61 0.57–0.67	0.45 0.38–0.53	0.17 0.15–0.21	0.73 0.70–0.78	2.51 2.00–2.75	5.13 4–8	14.03 10–30	42
C. holomelas Schweiz	1.53 1.48–1.60	0.82 0.79–0.89	0.59 0.56–0.64	0.45 0.41–0.50	0.21 0.18–0.25	0.71 0.68–0.76	2.25 2.00–2.66	5.63 4–8	10.5 4–16	11
C. saxatilis Finnland	1.50 1.42–1.56	0.78 0.69–0.84	0.58 0.53–0.64	0.45 0.42–0.48	0.23 0.20–0.25	0.74 0.71–0.76	2.09 1.87–2.33	5.10 4–6	8.20 6–10	5
C. melanescens Harz	1.50 1.45–1.58	0.76 0.72–0.81	0.61 0.58–0.64	0.53 0.51–0.59	0.20 0.18–0.23	0.79 0.74–0.83	2.22 1.50–3.00	4.80 4–6	8.13 4–12	35
C. melanescens Schweiz (1)	1.50 1.48–1.56	0.75 0.72–0.81	0.60 0.58–0.62	0.53 0.51–0.56	0.20 0.20–0.21	0.79 0.76–0.82	2.29 1.80–3.00	4.63 3–6	7.60 5–16	12
C. melanescens Schweiz (2)	1.48 1.42–1.55	0.72 0.70–0.78	0.57 0.55–0.61	0.50 0.47–0.55	0.18 0.17–0.21	0.78 0.76–0.82	2.15 2.00–2.60	5.00 4–6	7.60 6–11	12

Komplex (KEYL 1962, WÜLKER & KLÖTZLI 1973, WÜLKER & MARTIN 1974) sind die interspezifischen Musterdifferenzen nicht mehr als intraspezifischer Inversionspolymorphismus erhalten. Im enzymologischen Vergleich liegen die NEI-Koeffizienten im *pseudothummi*-Komplex meist nur im Bereich von 0.3 (SCHOLL *et al.* 1980 und Tab. 2). Die Larven kann man oft an Vorhandensein, Fehlen oder Längenmaßen der tubuli laterales des 10. Segmentes unterscheiden. Am schwierigsten sind die Imagines, bei denen an Farbe (s.o.), Hypopygbau oder Meßwerten höchstens größere Artengruppen erkannt werden können („*pseudothummi*-Gruppe" STRENZKE 1959, Teil der „*thummi*-Gruppe" LINDEBERG & WIEDERHOLM 1979).

C. holomelas und *C. melanescens* sind nach den hier mitgeteilten Befunden im Karyotyp nur im Bandenmuster des Armes A identisch; ihre Enzyme haben einen Ähnlichkeitskoeffizienten von nur 0.29 (Tab. 2).

Die Larvenmorphologie ist bis auf gewisse Größenunterschiede (Tab. 3) sehr ähnlich. Bestes diagnostisches Merkmal ist das Verhältnis 1./2. Antennenglied. Bei den Imagines bestehen statistisch gesicherte Differenzen, die aber auch zwischen Zuchten, die die letzten Wochen vor dem Schlüpfen unter verschiedenen ökologischen Bedingungen standen, nachweisbar sind. Zu vergleichbaren Ergebnissen ist LINDEBERG (1967) gekommen. Imagines von *Tanytarsus palmeni*, die im Abstand von etwa einer Woche gefangen wurden, unterscheiden sich in der leg ratio (L. R.) mit einer statistischen Sicherung im 1%-level. Ähnliches gilt für *Cricotopus silvestris* nach BOTNARIUC *et al.* (1969). LINDEBERG betont, daß die Existenz signifikanter Unterschiede des L. R. verschiedener Proben nicht immer ein adaequates Argument ist, Artunterschiede zu behaupten. Er hält für möglich, daß die Temperatur kurz vor dem Schlüpfen für die Höhe des L. R. der Imagines den Ausschlag gibt, eine Hypothese, die sich leicht auf unsere Meßwerte (A. R. und Flügellänge von *C. melanescens* nach Zucht in verschiedenen Temperaturen) übertragen ließe.

C. holomelas und *C. saxatilis* sind demgegenüber ein Paar viel ähnlicher, wahrscheinlich noch nicht so lange voneinander getrennter Arten. Der wichtigste Grund, *C. saxatilis* als eigene Art anzusehen, waren die großen Differenzen, die sich im Elektrophoresemuster der Enzyme ergeben haben. Ähnlich war dies beim Artenpaar *C. aberratus*/*C. sororius* im *thummi*-Komplex, wo *C. sororius* zunächst durch ungewöhnliche Wanderung der Haemolymphproteine im Cellogel-Elektropherogramm auffiel („*C.*n.sp." bei WÜLKER *et al.* 1969) und erst später Unterschiede im Bandenmuster dreier Chromosomenarme nachgewiesen werden konnten (WÜLKER 1973). Die Karyotypen von *C. holomelas* und *C. saxatilis* unterscheiden sich in den Chromosomenarmen B, D und F. Die morphologischen Unterschiede der Larven und Imagines sind mit Vorsicht zu werten, zumal das Material beider Arten aus verschiedenen Jahreszeiten stammt.

Hinter allen Beispielen solcher sibling species steht die Frage, wie groß Unterschiede sein müssen, um plausible Artabgrenzungen vollziehen zu können. Nach unserer Meinung kann im Falle von sibling species eine Methode kaum den Ausschlag geben, wir haben daher mehrere eingesetzt. Das Kriterium der fruchtbaren Kreuzbarkeit konnte leider aus Materialgründen nicht einbezogen werden, scheint aber auch weniger wichtig, da bekannt ist, daß sich in der Gattung *Chironomus* gut definierte Arten bastardieren lassen (z.B. *C. nuditarsis*-*C. plumosus*, FISCHER & ROSIN, 1967, *Camptochironomus tentans*-*C. pallidivittatus*, BEERMANN 1955).

In vergleichbaren Untersuchungen hat beispielsweise ACTON (1959) bei Gegenüberstellung europäischer und kanadischer Populationen von *Camptochironomus tentans* trotz Unterschieden in Chromosom 2, die er als „full species level" bewertete, höchstens Rassentrennung gelten lassen. Populationen von *C. plumosus*, die sich nur im Ausmaß des Inversionspolymorphismus, bzw. unterschiedlicher Frequenz der zahlreichen Struk-

turtypen unterscheiden (KRIEGER-WOLFF & WÜLKER 1971, BÜRKI *et al.* 1978, PEDERSEN 1978) und in ihren Enzymen sehr ähnlich sind (SCHOLL *et al.* 1980), gelten nicht als verschiedene Arten. Von *C. stigmaterus* leben zwei verschiedene „operational taxonomic units" (OTUS) in Californien bzw. Südarizona, New Mexico und Texas. Sie unterscheiden sich durch sehr verschiedene Frequenzen der chromosomalen Strukturtypen, der NEI-Koeffizient liegt bei 0.804. Offenbar handelt es sich um Rassen, deren Genaustausch noch nicht unterbrochen ist (HILBURN 1979, 1980). Auf der anderen Seite werden die *C. plumosus* nahestehenden *C. spec. 3* und *C. spec. 7* im Murtensee, die in Ausnahmefällen auch im Freiland bastardieren und enzymologisch sehr ähnlich sind (NEI-Koeffizient 0.97) wegen chromosomaler und larvalmorphologischer Unterschiede und dem Vorhandensein einer Paarungsselektion als voneinander getrennte und von *C. plumosus* verschiedene Arten geführt (RYSER *et al.* 1980). Auch die homosequentiellen, aber durch Strukturmodifikationen und den prozentualen Anteil ihrer DNA-Basen verschiedenen *C. riparius* und *C. piger* (KEYL & STRENZKE 1956, SCHMIDT 1980) gelten bei FITTKAU & REISS 1978 als separate Arten.

Danksagung: Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (WU 29/26) und des Schweizer Nationalfonds (Gesuch Nr. 3.027.76). Wertvolle Hilfe bei der Gewinnung und Aufarbeitung des Materials verdanken wir Frau R. Rössler in Freiburg, Frau V. Siegfried und Herrn H. J. Geiger in Bern.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird mit Hilfe verschiedener Methoden der Versuch gemacht, die Unterschiede der drei Arten zu definieren, von denen zwei unzureichend beschrieben sind und eine als n. sp. angesehen wird. Der Vergleich der Bandenmuster der Speicheldrüsenchromosomen und der Elektrophoresemuster von 10 Enzymen aus Ganzkörperextrakten zeigt, daß *C. holomelas* und *C. melanescens* voneinander so weit getrennt sind wie dies für Arten des *pseudothummi*-Komplexes gemeinhin gilt, während *C. saxatilis* und *C. holomelas* sich näher stehen. Im Hinblick auf die Morphologie der Larven hat die morphometrische Analyse für 17 Merkmale der Kopfkapsel gezeigt, daß es interspezifische Differenzen gibt. Die hohe individuelle Variabilität der Meßwerte wie auch Unterschiede zwischen Materialien verschiedener Fundstellen und zwischen den Geschlechtern müssen aber berücksichtigt werden.

Viele morphologische Differenzen der Imagines der drei Arten sind statistisch signifikant, aber dasselbe gilt für intraspezifische Unterschiede von *C. melanescens* nach Zucht bei verschiedenen Temperaturen. Zur exakten Erkennung der Arten scheinen karyologische und enzymologische Methoden am besten geeignet.

LITERATURVERZEICHNIS

ACTON, A. B. 1959. A study of the differences between widely separated populations of *Chironomus (Tendipes) tentans* (Diptera). *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 151: 277-296.

ATCHLEY, M. and J. MARTIN. 1971. A morphometric analysis of differential sexual dimorphism in larvae of *Chironomus* (Diptera). *Can. Ent.* 103: 319-327.

AYALA, F. J., J. R. POWELL, M. L. TRACEY, C. A. MOURAO and S. PÉREZ-SALAS. 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics* 70: 113-139.

Avise, J. C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* 23: 465-481.

Beermann, W. 1955. Cytologische Analyse eines *Camptochironomus*-Artbastardes. *Chromosoma* 7: 198-259.

Botnariuc, N., P. Albu and Gh. Ignat. 1969. The variability of a population of *Cricotopus silvestris* F. in the Danube flood plain. *Revue roum. Biol.-Zool.* 14: 363-374.

Bürki, E., R. Rothen und A. Scholl. 1978. Koexistenz von zwei cytologisch verschiedenen Populationen der Zuckmücke *Chironomus plumosus* im Murtensee. *Revue suisse Zool.* 85: 625-634.

Fischer, J. und S. Rosin. 1967. Bastarde zwischen *Chironomus plumosus* L. und *nuditarsus* Str. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch.* 42: 30-42.

Fittkau, E. J. und F. Reiss. 1978. Chironomidae pp. 404-440. In: Illies, J. (ed.), Limnofauna Europaea (2nd ed.). *G. Fischer, Stuttgart.*

Harris, H. and D. A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. *North-Holland Publishing Company Amsterdam.*

Hilburn, L. R. 1979. Population genetics of *Chironomus stigmaterus* Say, Diptera: Chironomidae. I. Cytogenetic variability in populations of the south-western United States. *Heredity* 43: 219-228.

— 1980. Populations genetics of *Chironomus stigmaterus* Say (Diptera: Chironomidae). II. Protein variability in populations of south-western United States. *Evolution* 34: 696-704.

Keyl, H.-G. 1957. Untersuchungen am Karyotyp von *Chironomus thummi*. I. Karte der Speicheldrüsen-Chromosomen von *th. thummi* und die cytologische Differenzierung der Subspezies *Ch. th. thummi* und *Ch. th. piger*. *Chromosoma* 8: 739-756.

— 1961. Chromosomenevolution bei *Chironomus* I. Strukturabwandlungen an Speicheldrüsen-Chromosomen. *Chromosoma* 12: 26-47.

— 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus* II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. *Chromosoma* 13: 464-514.

Keyl, H.-G. und I. Keyl. 1959. Die cytologische Diagnostik der *Chironomiden*. I. Bestimmungtabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsenchromosomen. *Arch. Hydrobiol.* 56: 43-57.

— und K. Strenzke. 1956. Taxonomie und Cytologie von zwei Subspezies der Art *Chironomus thummi*. *Z. Naturf.* 11: 727-735.

Krieger-Wolff, E. und W. Wülker. 1971. Chironomiden (Diptera) aus der Umgebung von Freiburg i. Br. (mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Chironomus*). *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.* 30: 133-145.

Lindeberg, B. 1959. *Chironomus lugubris* Zett. *(Dipt., Chironomidae)* from Tvärminne, S.W. Finnland. *Annl. ent. fenn.* 25: 224-227.

— 1967. Sibling species delimination in the *Tanytarsus lestagei* aggregate (Diptera, Chironomidae) *Annls. zool. soc. zool.-bot. fenn.* 4: 45-86.

Lindeberg, B. and T. Wiederholm. 1979. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus*) (Diptera: Chironomidae) *Ent. scand. Suppl.* 10: 99-116.

Nei, M. 1974. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106: 283-292.

Pedersen, B. V. 1978. Comparisons of the inversion polymorphism in three Danish populations of the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Hereditas* 89: 151-162.

Pinder, L. C. V. 1978. A key to adult males of British *Chironomidae*. Scientific Publ. 37, *Freshwater Biol. Assoc. Windermere, Titus Wilson & Son Ltd., Kendal.*

Rosin, S. und J. Fischer. 1965. Geschlechtsgekoppelte Inversionen bei *Chironomus nuditarsis* Str. *Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb. Forsch.* 40: 26-35.

Rothen, R. 1978. Elektrophoretische Untersuchungen über den Enzympolymorphismus bei Zuckmückenarten der Gattung *Chironomus*. *Inaug. Diss. Phil. Nat. Fak. Univ. Bern.*

Rothen, R., A. Scholl und S. Rosin. 1973. Enzympolymorphismus bei *Chironomus*. I. Untersuchungen über Isocitrat-Dehydrogenasen und Oktanol-Dehydrogenase. *Verh. schweiz. naturf. Ges.* 1973: 226-229.

ROTHEN, R., A. SCHOLL und S. ROSIN. 1975. Artdiagnose durch Enzymelektrophorese bei *Chironomus. Revue suisse Zool.* 82: 699-704.

RYSER, H. M., H. J. GEIGER, A. SCHOLL und W. WÜLKER. 1980. Untersuchungen über die Verbreitung der Zuckmücken Gattung *Chironomus* in der Schweiz, mit besonderer Berücksichtigung von drei cytologisch nicht beschriebenen Arten. In: D. A. MURRAY (ed.) Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology. *Pergamon Press, Oxford, New York.*

SCHLEE, D. 1966. Präparation und Ermittlung von Meßwerten an Chironomidae (Diptera). *Gewässer und Abwässer*, Heft 41/42: 169-193.

SAETHER, O. A. 1980. Glossary of Chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). *Ent. scand. Suppl.* 14: 51 p.

SCHMIDT, E. R. 1980. Chromosomenevolution und die Vermehrung repetitiver, AT-reicher DNA-Sequenzen bei Chironomiden. *Verh. dt. zool. Ges.* Berlin; 365.

SCHOLL, A., B. CORZILLIUS und W. VILLWOCK. 1978. Beitrag zur Verwandtschaftsanalyse altweltlicher Zahnkarpfen der Tribus Aphaniini (Pisces, Cyprinodontidae) mit Hilfe elektrophoretischer Untersuchungsmethoden. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 16: 116-132.

SCHOLL, A., H. J. GEIGER und H. M. RYSER. 1980. Die Evolution der Gattung *Chironomus* aus biochemisch-genetischer Sicht. In: D. A. MURRAY (ed.) Chironomidae, ecology systematics, cytology and physiology. *Pergamon Press, Oxford, New York.*

STRENZKE, K. 1959. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. *Arch. Hydrobiol.* 56: 1-42.

WÜLKER, W. 1973. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. III. Europäische Arten des *thummi*-Komplexes. *Arch. Hydrobiol.* 72: 356-374.

— 1980. Basic patterns in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera). *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 18: 112-123.

WÜLKER, W. und P. GÖTZ. 1968. Die Verwendung der Imaginalscheiben zur Bestimmung des Entwicklungszustandes von *Chironomus*-Larven. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 62: 363-388.

WÜLKER, W. und A. M. KLÖTZLI, 1973. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. IV. Arten des *lacunarius-(commutatus-)* Komplexes. *Arch. Hydrobiol.* 72: 474-489.

WÜLKER, W., W. MAIER und P. BERTAU. 1969. Untersuchungen über die Haemolymphproteine der Chironomiden (Dipt.). *Z. Naturf.* 24b: 110-116.

WÜLKER, W. and J. MARTIN. 1974. A review of the genus *Chironomus* (Diptera: Chironomidae). VI. Cytology in the *maturus*-complex. *Stud. nat. Sci. (Portales)* 1: (9), 1-17.

Anschriften der Autoren:

Prof. Dr. W. Wülker
Biologisches Institut I
Albertstr. 21*a*
D 7800 Freiburg

PD. Dr. A. Scholl und H. M. Ryser
Zoologisches Institut
Sahlistr. 8
CH 3012 Bern